

## ANALYSE DU RÉSEAU PHYLLOTAXIQUE DES ÉCUSSENS DU CÔNE CHEZ PINUS

N. HALLÉ

HALLÉ, N. — 30.04.1979. Analyse du réseau phyllotaxique des écussons du cône chez *Pinus*, *Adansonia*, ser. 2, 18 (4) : 393-408. Paris. ISSN 0001-804X.

RÉSUMÉ : Dans un cône de *Pin* les séries parastiques d'écussons définissent des aires parastiques continues (APC) ou discontinues, suivant la disposition de leurs éléments entre la base et le sommet. Les multiples combinaisons rencontrées sont étudiées. La localisation sur le cône des différentes séries d'APC (des systèmes 1, 2, 3, 5, 8 et 13) permet, chez *Pinus pinaster* Ait., de définir 4 zones distinctes séparées par des lignes de transition plus ou moins sinueuses. *P. muricata* D. Don présente des APC d'un système 21, absent chez beaucoup d'espèces européennes, et révèle 6 zones. Des différences portant sur le nombre de zones, leur localisation, la qualité et la quantité de leurs APC, donnent des caractères descriptifs nouveaux. Diverses espèces sont analysées et des perspectives taxonomiques se dégagent. *P. lemoniana* Benth. se sépare de *P. pinaster* d'après les caractères de ses APC.

ABSTRACT : In a cone of Pine, parasitichous series of scales are defining continuous parasitichous areas (APC) or discontinuous areas, depending on the level along the cone. Many specific arrangements are investigated. Different kinds of APC (from 1, 2, 3, 5, 8 and 13 order) in *Pinus pinaster* Ait. delimit four distinct zones separated by more or less sinuous boundaries. *P. muricata* D. Don has APC of order 21, absent in many european species, and shows six zones. Differences in the number of zones, their position, quality and quantity of APC, provide new diagnostic characters. Some species are analysed and taxonomic perspectives are deduced. *P. lemoniana* Benth. is separated from *P. pinaster* through his APC characters.

Nicolas Hallé, Laboratoire de Phanérogamie, 16 rue Buffon, 75005 Paris, France.

### OBSERVATIONS PRÉLIMINAIRES SUR LA FORME DES ÉCUSSENS

Dans un cône de *Pin*, la forme des écussons (indépendamment de leur relief) est très variable. Les lignes de contact et les commissures qui les séparent forment un réseau notablement diversifié de la base au sommet du cône. Chaque écusson a un contour plus ou moins régulièrement polygonal; il peut présenter 3, 4, 5, 6 ou au plus 7 segments de contact avec les écussons qui l'entourent. Il peut aussi présenter 3 ou 4 points commissuraux au contact des écussons voisins. Segments et angles de contact forment un maximum de 8 éléments, à la manière des 4 côtés et des 4 sommets d'une case d'échiquier.

La surface en plan des écussons est aussi assez variable; les plus petits, ceux des écailles stériles, sont situés vers les extrémités du cône. Les grands,

moins variables, sont ceux des écailles fertiles. Les surfaces dépendent d'une part du diamètre du cône, et d'autre part du nombre d'écussons dans la zone considérée (c'est-à-dire de leur densité évaluée en projection orthogonale et par unité de longueur d'axe du cône). A diamètre égal la densité la plus forte donne les écussons les plus petits. A densité égale les écussons les plus grands sont évidemment situés là où le diamètre du cône est le plus grand. Rarement grand diamètre et faible densité ne cumulent pas leurs effets et, comme chez *Pinus palustris* Miller, les plus grands écussons peuvent être situés dans le tiers supérieur atténué du cône.

G. RUSSEL SHAW (1914) a déjà décrit ces différences en établissant une distinction entre la phyllotaxie qu'il qualifie de définie, où il y aurait un certain équilibre entre diamètre et densité, et la phyllotaxie dite indéfinie qui refléterait un certain déséquilibre entre ces deux facteurs. Mais, bien que cet auteur ait montré des différences qui caractérisent des groupes choisis de 4 écussons en position cruciforme, il n'a pas vu l'intérêt capital de la modification progressive des aires parastiques. Nous ne sommes plus du tout d'accord avec lui lorsqu'il croit pouvoir dire à propos de la phyllotaxie des cônes de Pins : « its further employment is exceedingly restricted on account of the constant repetition of the same orders among the species ». Ce point de vue révèle une connaissance insuffisante du problème. Nous allons proposer une méthode d'analyse plus fine que celle de SHAW, préciser certaines particularités de la forme variable des écussons et fournir des exemples pratiques d'utilisation taxonomique des caractères de la trame phyllotaxique des cônes de *Pinus*.

Notre méthode descriptive, ici développée, a déjà été présentée succinctement, mais avec une illustration importante, dans les Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris (1979).

#### DONNÉES GÉNÉRALES SUR LES AIRES PARASTIQUES DE PINUS

Le problème est limité pour le moment à l'étude des cônes de Pins à écailles dures, écusson bien délimité et ombilic dorsal. Les marges des écussons forment une trame d'aires entrecroisées qui se réfèrent à un nombre assez limité de parastiques ou spirales secondaires. Si l'on tient compte de la numérotation de la spirale génératrice déterminée au préalable par la méthode classique<sup>1</sup>, on observe facilement des successions d'écailles disposées de 8 en 8, 5 en 5, 13 en 13 qui forment des aires parastiques. Chez quelques espèces seulement on trouve des successions continues de 21 en 21 (*Pinus muricata* D. Don, *P. serotina* Michaux). Toutes les espèces présentent, mais de façon parfois peu évidente car localisées dans la partie subapicale du cône, des successions continues de 3 en 3 ou de 2 en 2. Sur la spirale génératrice elle-même, des écussons contigus à numéros de 1 en 1, s'observent assez souvent tout au sommet. Dans tous les cas cités ces mêmes

1. K. SCHIMPER, 1829; A. BRAUN, 1831; Ch. MARTINS, 1833; L. & A. BRAVAIS, 1838.

aires parastiques se prolongent en suites discontinues d'écussons soit vers la base soit vers le sommet du cône, parfois des deux côtés.

Ainsi ces aires parastiques, fondamentales parce qu'en partie au moins continues, sont de types dits 1 (spirale génératrice), 2, 3, 5, 8, 13 et facultativement 21. Dans de rares cas, à titre d'anomalie on rencontre des successions différentes (exemple : 2, 4, 6 ou 7, 11, sur un cône de *Pinus pinaster* de l'île de Ré, N. Halle 6579; 2, 4, 6, 10, 16 sur un cône de *P. halepensis*, s. loc.).

Sens de torsion : on sait que si les 1, 3, 8 et 21 sont dextres, les 2, 5 et 13 sont sénestres et vice versa. Chez beaucoup d'espèces étudiées, les deux types de rotation ayant été rencontrés, la précision ne paraît pas très utile. Si l'on précise par exemple D8 ou S8 (écussons de 8 en 8 formant une aire parastique dextre ou sénestre), il est intéressant de savoir que le sens de rotation des « 8 » est toujours le même que celui de la spirale génératrice.

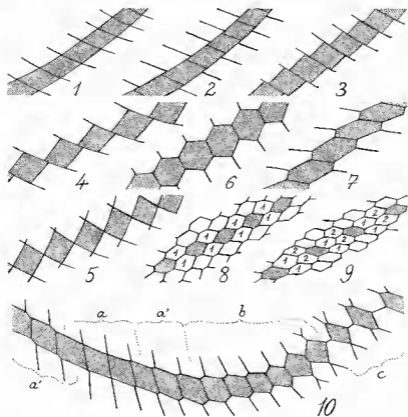


Fig. 1. — Exemples schématiques d'aires parastiques continues (APC) ou discontinues (APD) : 1, APC majeure; 2, APC submajeure; 3 à 7, APC mineures de divers modèles; 8, APD à séparations d'un seul rang; 9, APD à séparations de deux rangs; 10, transformation progressive d'une APC majeure (a) ou submajeure (a') en APC mineure (b) puis en APD (c).

### VARIATION DES AIRES PARASTIQUES

Une aire parastique complète s'étudie pratiquement de la base au sommet du cône. La succession des écussons qui la composent se sépare en aires parastiques continues, ou APC, là où les écussons se touchent entre eux, et en aires parastiques discontinues, ou APD, là où les écussons sont espacés (Fig. 1).

Les APC sont elles-mêmes diversifiées en portions que l'on peut qualifier de majeures, dont les successions d'écussons forment un ruban aux deux bords parallèles (parcours d'une tour sur un échiquier). Les séries sont dites submajeures lorsque de très faibles décalages produisent des sinuosités très faibles sur les deux bords du ruban. D'autres séries d'écussons sont qualifiées de mineures quand les contacts entre écussons successifs sont réduits ou même ponctiformes (parcours d'un fou sur un échiquier), Pl. 1, 5.

Les APD sont diversifiées à leur tour en séries d'éléments séparés entre eux par une, deux ou plusieurs rangées obliques d'écussons (Fig. 1, 8 et 9).

### SYNOPSIS DES VARIATIONS SIMPLES DE LA TRAME

La figure 2 présente une classification empirique des différents modèles d'écussons rencontrés dans l'étude de la trame phyllotaxique. Abstraction faite des types intermédiaires progressivement variés, ce sont des cas simples à répartition homogène qui sont proposés comme schémas de référence.

En 1, deux séries d'APC majeures se croisent à angle droit : les unes sont dextres, *fed*, les autres sénestres, *heb*. Chaque écusson est en contact avec 8 autres : 4 par des côtés communs, 4 autres par des sommets communs. Se croisent ainsi en *e* dans la même figure les APC mineures *iea* et *gec*. Cet exemple choisi comme point de départ correspond au modèle de « phyllotaxie définie » au sens de SHAW.

En 1a et 1b, les schémas sont des variantes aiguës et obtuses du cas précédent. Malgré les différences d'angle ils se réfèrent encore à la phyllotaxie définie.

En 2, on a un schéma qui dérive de 1 par « torsion desserrante »; en *e* se croisent l'APC majeure *fed*, l'APC submajeure *heb* et l'APC mineure *iea*. Variantes des écailles quadrangulaires carrées, on trouve parfois des modèles rectangulaires (2a, 2b) ou obliques (2c, 2d).

En 3, le schéma dérive de 1 par « torsion resserrante ». Mêmes variantes que ci-dessus (3a à 3d).

En 4, le modèle dérive de 1 par « étirement longitudinal »; en *e* se coupent 3 APC mineures : *fed*, *heb* et *gec*; *iea* est devenu une APD : quand une foule s'engage dans un passage étroit où elle s'étire, il est difficile à deux personnes qui se suivent de rester ensemble; cette image nous paraît

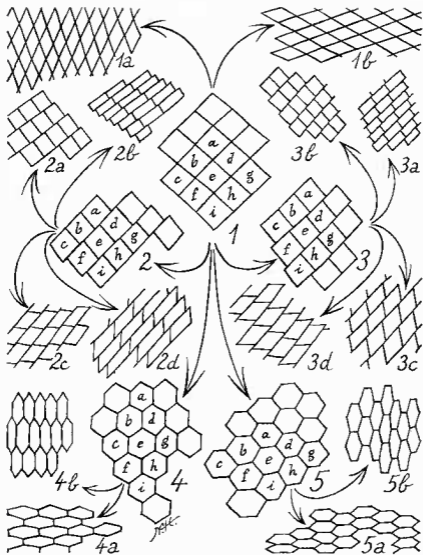


Fig. 2. — Exemples schématiques illustrant la variation des aires élémentaires des trames phyllotaxiques; voir explications dans le texte.

éclairer utilement certains aspects des problèmes phyllotaxiques. 4a et 4b sont des variantes allongées ou comprimées du schéma 4.

En 5, le schéma dérive de 1 par « étirement transversal »; en e se coupent 3 APC mineures : fed, heb et iea; ceg est devenu une APD. 5a et 5b sont des variantes allongées ou comprimées du modèle 5.

EXEMPLE PRATIQUE CHEZ LE PIN MARITIME

**MATÉRIEL :** *Pinus pinaster* Ait. subsp. *atlantica* H. de Villar, bois Henri IV, île de Ré, 25.12.1978 (N. Hallé 6579). Lot homogène (sauf un cas d'anomalie noté ci-dessus) dont un spécimen de référence a été analysé plus spécialement : longueur 135 mm, 183 écailles, spirale génératrice sénestre.

**NOTE :** Le nombre total approximatif d'écailles (N) est malheureusement rarement précisé dans les descriptions; il s'évalue pourtant aisément à partir d'un comptage (*n*) effectué sur une parastique quelconque. Ainsi par comptage sur parastique 8, 5 ou 13, on a :

$$N \# n \times 8 \# n' \times 5 \# n'' \times 13.$$

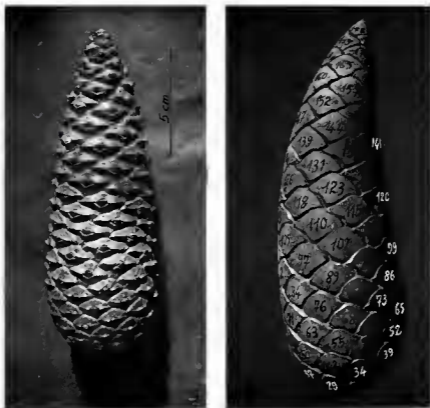
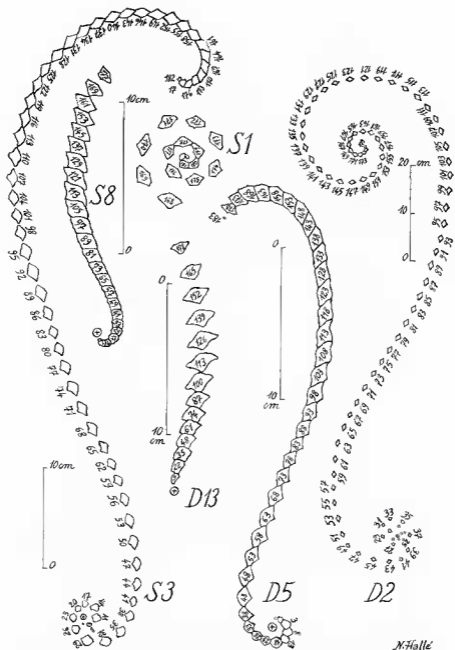


Fig. 3. — *Pinus pinaster* Ait. : a, cône fermé non préparé; b, cône préparé pour l'étude des aires parastiques; on distingue des suites d'écussons continues (84, 97, 110; 118, 123, 128) ou discontinues (118, 131, 144, 157), majeures (94, 102, 110) ou mineures (71, 76, 81). — Photos M. CHALOPIN.



*J. Halle*

Pl. 1. — *Pinus pinaster* Ait. : développement à plat des aires parasitiques continues avec leur cortège d'éléments en discontinuité; cône de 135 mm comportant 183 écussons. Les séries d'écussons montrent la distribution variable des APC et des APD. L'écusson 113 (niveau 50 %) commun à toutes ces aires parasitiques donne la mi-hauteur du cône. La S1, en vue partielle et terminale, est à la même échelle que la S8.

**PRÉPARATION ET TECHNIQUE :** Les pyramides des écussons, fortement saillantes et carénées dans l'espèce, sont arasées au rabot « Surform » de façon à laisser intactes les lignes de contact. Celles-ci apparaissent alors au fond de sillons inférieurs à 1 mm de largeur et 0,5 mm de profondeur. Ainsi préparé, l'échantillon resté fermé mesure 140 mm dans sa plus grande circonférence située entre le tiers et le quart inférieur de la longueur. La surface ayant été tout autour polie au papier abrasif, les écailles sont numérotées (fig. 3) et les aires parastiques relevées comme suit : la surface préparée est enveloppée de ruban adhésif transparent en revêtement pelliculaire continu. On y trace les sutures et les numéros des écussons; des bandes sont découpées au scalpel puis déroulées à plat : on a obtenu ainsi les relevés d'aires parastiques figurés planche 1.

**OBSERVATIONS :** On dénombre un total de 32 aires parastiques continues : 12 APC sénestres (1 + 3 + 8) et 20 APC dextres (2 + 5 + 13). Les longueurs des APC varient comme suit (exemples figurés) :

S1 = 51 mm	D5 = 384 mm
D2 = 96 mm	S8 = 182 mm
S3 = 235 + 112 mm (avec une interruption)	D13 = 89 mm

L'ensemble des liaisons entre écussons permet de distinguer des zones transversales qui se succèdent de la base au sommet du cône (fig. 4) :

**Zone 1** (de 0 à environ 50 % de la hauteur totale du cône) : au-dessus d'une petite série basale d'écussons subhexagonaux, les APC8 sont sub-majeures puis majeures; les APC13 sont des mineures redressées et les APC5 des mineures couchées; le sommet de la zone atteint l'écusson 133, fin de la plus longue APC13; la plus courte n'atteint que l'écusson 98. Total des APC de la zone :  $13 + 8 + 5 = 26$ .

En pratique, pour l'exemple étudié, la zone 1 se compose des écussons 0 à 102 qui forment une suite numérique continue et n'appartiennent pas aux APC3; tous sont hexagonaux, sauf 3 exceptions au niveau supérieur (98, 100, 101).

**Zone 2** (d'environ 50 à 85 %) : les APC5 sont majeures puis sub-majeures puis à nouveau majeures; les APC8 sont des mineures redressées et les APC3 des mineures couchées; la base de la zone correspond au début des APC3 qui relaient les APC13; le sommet de la zone correspond à la fin des APC8. Total des APC :  $8 + 5 + 3 = 16$ .

En pratique, pour l'exemple étudié, la zone 2 se compose des écussons 134 à 163 qui forment une suite numérique continue et n'appartiennent ni aux APC13 ni aux APC2; tous sont hexagonaux.

**Zone 3** (d'environ 85 à 95 %) : les APC3 sont majeures ou sub-majeures; les APC5 sont des mineures redressées; les APC2 sont des mineures couchées; la base de la zone correspond au début des APC2 qui



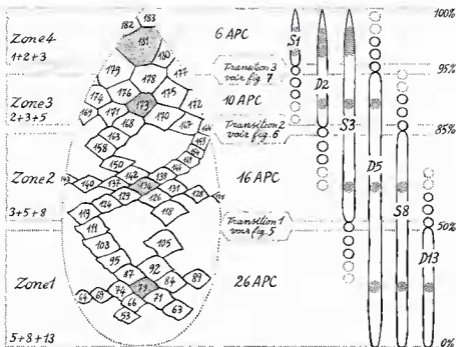


Fig. 4. — Présentation schématique des 4 zones qui diffèrent par des caractères quantitatifs et qualitatifs de leurs APC. Dans chaque zone une case de référence (en gris : 79, 134, 173, 181) a été choisie pour carrefour des APC démonstratives. Les zones 3 et 4 ont été agrandies pour une clarté plus grande du schéma. A droite, distribution verticale des 6 modèles inégaux d'APC montrant la localisation des interzones de transition.

reliait les APC8; le sommet de la zone correspond à la fin des APC5. Total des APC :  $5 + 3 + 2 = 10$ .

En pratique, pour l'exemple étudié, la zone 3 se compose des écussons 172 à 176 qui forment une suite numérique continue et n'appartiennent ni aux APC8 ni à l'APC1; ils sont à 5 ou à 6 côtés.

**Zone 4** (d'environ 95 % au sommet) : les APC2 sont submajeures; les APC3 sont des mineures redressées; l'APC1 est une mineure couchée; la base de la zone correspond au début de l'APC1 qui relaie les APC5. Total des APC :  $3 + 2 + 1 = 6$ .

En pratique, la zone 4 de l'exemple étudié se compose des écussons successifs 180 à 183 qui, sur la spirale génératrice, appartiennent à l'APC1 sans faire partie des APC5; ils sont à 6, 5, 4 ou 3 côtés.

### ANALYSE DES TRANSITIONS INTERZONES

**Transition 1** (située entre les zones 1 et 2) : les terminaisons vers le haut des APC13 se rapportent aux écussons suivants : 98, 101, 103, 104, 105, 106, 108, 109, 113, 115, 123, 125 et 133; les terminaisons vers le bas des APC3 sont les écussons 103, 105 et 110; il a été tenu compte d'interruptions dues à de petites irrégularités entre 112 et 118 d'une part, entre 125 et 128 d'autre part; les 12 écussons qui appartiennent à la fois aux systèmes des APC13 et des APC3 (en gris plus foncé sur la fig. 5) constituent la transition réelle qui s'étend en ligne *sinueuse* entre 46 et 62 %. Dans cette interzone on n'observe qu'une seule disposition en échiquier au carrefour des écussons 100, 113, 105 et 108, double liaison que ne résout pas l'examen à la loupe : ce cas rare se présente donc comme exceptionnel au sein d'une trame à variation continue; on peut en conclure que la « phyllo-taxie définie » de SHAW est, au moins chez *Pinus pinaster*, le fruit d'une vue de l'esprit plutôt que d'une réalité. Il faudrait un groupe important de carrefours similaires voisins entre eux pour réaliser le système rigoureusement défini de SHAW et ce n'est jamais le cas.

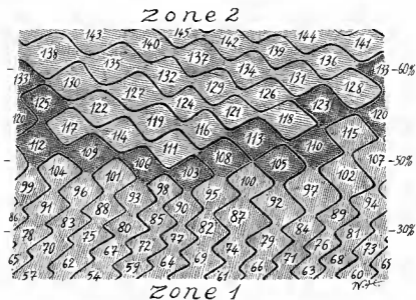


Fig. 5. — Étude de la transition entre les zones 1 et 2; les éléments contigus des APC13 et des APC3 ont été respectivement figurés en continuité. On voit ainsi comment les APC3 couchés prennent la relève des APC13 redressés. Douze écussons (gris foncé) appartiennent à la fois aux APC13 et aux APC3; ils permettent de localiser exactement la séparation entre les deux zones : 109, 106, 103, 108, 113, 105, 110, 123, 120, 133, 125, 112. Les pourcentages se rapportent à la hauteur du cône.

En pratique, dans l'exemple étudié, la transition *annulaire 1* se compose des écussons 103 à 133 qui forment une suite numérique continue entre les niveaux supérieurs de la plus courte et de la plus longue APC13; ils sont à 5, 6 ou 7 côtés.

**Transition 2** (entre les zones 2 et 3) : les terminaisons vers le haut des APC8 concernent les écussons suivants : 164, 165, 166, 167, 168, 170 et 171; les terminaisons vers le bas des APC2 sont les écussons 167 et 168; on note une liaison supplémentaire entre 164 et 166 et c'est, avec 161 et 169, le seul carrefour en échiquier de cette interzone; les 7 écussons qui appartiennent à la fois aux systèmes des APC8 et des APC2 (en gris plus foncé sur la figure 6) constituent la transition réelle qui est un peu *sinueuse* entre 81 et 90 % du cône.

En pratique, dans l'exemple étudié, la transition *annulaire 2* se compose des écussons 164 et 171 qui forment une suite numérique continue entre les niveaux supérieurs de la plus courte et de la plus longue APC8; comme dans l'interzone précédente ils sont à 5, 6 ou 7 côtés.

**Transition 3** (entre les zones 3 et 4) : les terminaisons vers le haut des APC5 se rapportent aux écussons suivants : 175, 176, 177, 178 et 179; la terminaison vers le bas de l'APC1 est l'écusson 177. La région ne comporte aucune liaison irrégulière et aucun carrefour en échiquier. Les écussons

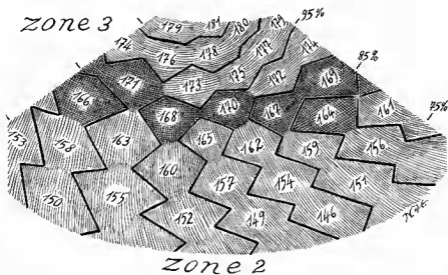


Fig. 6. — Étude de la transition entre les zones 2 et 3; les éléments contigus des APC8 et des APC2 ont été respectivement figurés en continuité. On voit ainsi comment les APC2 couchées prennent la relève des APC8 redressées. Sept écussons (gris foncé) appartiennent à la fois aux APC8 et aux APC2; ils permettent de localiser exactement la séparation entre les deux zones : 166, 171, 168, 170, 167, 164, 169. Hauteurs indiquées en pourcentages.

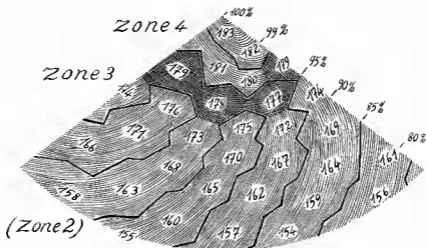


Fig. 7. — Étude de la transition entre les zones 3 et 4; les éléments contigus des APC5 et de l'APC1 ont été respectivement figurés en continuité. On voit ainsi comment l'APC1 couchée prend la relève des APC5 redressées. Trois écussons (gris foncé) appartiennent à la fois aux APC5 et aux APC1; ils permettent de localiser exactement la séparation entre les deux zones; 179, 178, 177. Hauteurs indiquées en pourcentages.

177, 178 et 179 qui appartiennent à la fois aux systèmes des APC5 et de l'APC1 (en gris plus foncé sur la fig. 7) constituent la transition réelle qui suit un parcours annulaire entre 95 et 97 % de la hauteur du cône. Les écussons en question sont à 6 ou 7 côtés.

#### NOTES SUR QUELQUES AUTRES ESPÈCES

**Pinus radiata** D. Don, cult. Valcanville, Manche, *N. Hallé* 6580; 4 cônes de 140 à 155 mm, 200 à 215 écussons.

**Zone 1:** 0 à 8-10 %; pas d'APC21; APC13 mineures redressées; 8 mineures obliques; 5 mineures couchées.

**Z2:** 8-10 à 30-35 %; 21 mineures redressées; 13 et 8 submajeures à majeures.

**Z3:** 30-35 à 80-85 %; pas de 21; 13 submajeures à mineures redressées; 8 submajeures à extrémités majeures; 5 mineures couchées à submajeures et majeures.

**Z4:** 80-85 à 94-98 %; pas de 13; 8 majeures à mineures redressées; 5 majeures ou submajeures; 3 mineures couchées à submajeures ou majeures.

**Z5:** 94-98 à 98-99 %; pas de 8; 5 mineures dressées; 3 et 2 submajeures.

**Z6:** 98-99 à 100 %; pas de 5; APC2 de 5-9 écussons chacune; APC1 de 3-5 écussons.

**Pinus pinea** L., Espagne, *E. Bourgeau* « F 3498 », 1850; 92 mm, 125 écussons.

Z1: 0 à 85 %; 13 mineures redressées; 8 mineures obliques à sub-majeures; 5 mineures couchées.

Z2: 85 à 98 %; pas de 13; 8 et 5 ± majeures; 3 mineures couchées.

Z3 + Z4: 98 à 100 %; APC2 de 4-6 écussons; APC1 de 3 écussons.

**Pinus muricata** D. Don, Californie; 65 mm, 192 écussons.

Z1: 0-5 %, pas d'APC21; Z2: 5 à 55 %, avec APC21; Z3: 55 à 75 %, pas de 21; Z4: 75-98 %, pas de 13; Z5: sans APC8; Z6: sans APC5; peu distinctes APC2 de 7-9 écussons; APC1 non distincte.

**Pinus serotina** Michx., États-Unis, *Michaux f.* « F 1004 »; 55 mm, 198 écussons.

Z1: 0-5 %, pas de 21; Z2: 5 à 60 %, avec 21; Z3: 60-80 %, pas de 21; Z4: 80 à 98 %, pas de 13; Z5: sans 8; Z6: sans 5; peu distinctes APC2 de 6 écussons; APC1 de 3 écussons.

#### ESSAI DE CLÉ DE QUELQUES GROUPES D'ESPÈCES

##### 1. Présence d'APC21.

2. APC21 régulières presque toutes de 4-6 écussons et d'une longueur moyenne dépassant le tiers de la longueur du cône.

*P. muricata* D. Don (W USA)

*P. serotina* Michx. (E USA)

- 2'. APC21 peu régulières, les plus longues de 2-4, rarement 5 écussons et d'une longueur moyenne inférieure au tiers de la longueur du cône.

*P. radiata* D. Don (Californie)

*P. attenuata* Lemm. (E USA)

- 2'', APC21 dispersées ou exceptionnelles en paires isolées d'écussons.

*P. pinaster* Ait. (voir aussi plus bas)

##### 1'. Absence d'APC21.

3. Les APC13 débutent vers 10 % de la longueur au-dessus de la base.

*P. massoniana* Lamb. (Chine)

*P. palustris* Miller (SE USA)

- 3'. Les APC13 débutent à la base ou rarement à moins de 5 % au-dessus.

4. Les APC13 dépassent en hauteur les 75 ou 80 % du cône.

*P. patula* Schltr. & Cham. (Mexique)

*P. pinea* L. (Portugal et Médit.)

*P. coulteri* D. Don (Californie)

*P. torreyana* Parry ex Carr. (Californie)

- 4'. Les APC13 ne dépassent pas en hauteur 50 à 70 % du cône.

- 5a. De 50 à 70 %

*P. banksiana* Lamb. (N Amérique)

*P. uncinata* Mill. ex Mirb. (Eur.)

- 5b. De 35 à 60 %

*P. halepensis* Mill. (Méditerranée)

- 5c. De 35 à 45 %

*P. pinaster* Ait. (Médit. et SW France)

*P. nigra* Arnold (Europe)

- 5d. De 30 à 50 %

*P. silvestris* L. (N et W Europe)

#### NOTE TAXONOMIQUE

Un échantillon déterminé « *Pinus lemoniana* Benth., voyez Hort. Transact. vol. 1, second series, p. 509, pl. 20 », et portant la mention « M. Rauch 1844 » et l'indication de « Type » a été trouvé dans un lot de *Pinus pinaster* Ait. de l'herbier du Muséum de Paris. L'article indiqué est de C. LEMON (1835); il a été complété p. 512 par une validation du nom de *P. lemoniana* par « the secretary ». Il est admis très souvent à la suite des copieuses remarques de LEMON et de l'opinion de divers auteurs dont SHAW (1914), que le *P. lemoniana* serait synonyme de *P. pinaster*. Or le matériel examiné par nous est de nature à remettre cette synonymie en question. Pour nous, les aires parastiques des deux cônes observés permettent d'affirmer qu'il ne s'agit pas du tout du *P. pinaster* mais soit du *P. massoniana* Lambert (1803) (= *P. sinensis* Lambert, 1832), soit d'une « bonne espèce » qui lui serait apparentée. Le matériel original proviendrait de Falmouth (Cornouaille Brit.) et pourrait être issu d'une introduction exotique antérieure à 1800 (pied principal de 35 ans en 1833). Les feuilles sont longues de 8-10 cm et leur largeur, 1,4 mm, dépasse celle des fines feuilles du Pin de Chine (0,7 mm). E.-A. CARRIÈRE (1867) a déjà retenu ce Pin, dont les cônes ont une curieuse position terminale, comme une bonne espèce (n° 71, p. 470) contre l'opinion de G. GORDON qui en fait une variété de *P. pinaster* (p. 178, 1858), à la suite de J. C. LOUDON (1838).

#### REMARQUES ET CONCLUSIONS

Il a été développé une nouvelle méthode d'analyse de la trame des écussons de *Pinus*. Nous pensons qu'elle a un rôle important à jouer pour une meilleure compréhension de la forme des cônes et de la variation des écussons. Étant à base de topologie, non de géométrie, la méthode permet de tirer facilement parti de tout matériel d'étude approprié; des éléments non négligeables sont même parfois fournis par de bonnes photos ou de bons dessins de cônes fermés.

Contrairement à SHAW qui a fondé sa théorie sur la même espèce *P. pinaster*, nous y voyons mal l'intérêt pratique de la notion de phyllo-taxie définie. Au contraire le passage progressif d'un type de trame à un autre ne produit que par exception et de façon trop imparfaite la disposition en échiquier : cela montre qu'il s'agit d'un cas limite sinon d'une vue de l'esprit.

Les zones transversales qu'il devient possible de délimiter avec précision quoique les transitions soient sinueuses, sont beaucoup mieux adaptées à une compréhension rigoureuse de la variation de la trame des cônes.

Les nombreux écussons hexagonaux presque réguliers, tels que ceux de *P. pinea*, permettent de bien montrer que chacun d'eux fait partie de 3 APC (une APC8 orientée sous un angle d'environ 45°, une APC13 redres-

sée à environ 65° et une APC5 couchée à environ 20°). Cet exemple fondamental, aussi bien que les cas dérivés d'écussons hexagonaux moins réguliers, concerne toujours les milieux des zones. Dans un même cône il existe souvent deux sortes d'écussons hexagonaux qui correspondent à nos croquis 4 et 5 de la figure 2.

Les angles, les longueurs, les niveaux exprimés en pourcentages et les nombres d'écussons permettront sans doute un jour d'ajouter des caractères spécifiques à ceux qui sont déjà mis en valeur dans les descriptions.

Il apparaît utile de multiplier encore les observations et les données descriptives en tenant compte de la variation des individus, des populations et des espèces : la taxonomie du genre *Pinus* ne saurait qu'y gagner. Le matériel, qu'il est préférable d'obtenir à plein développement quoique des données essentielles soient déjà fournies par des cônes juvéniles, est souvent insuffisant en collection sèche à cause de la fugacité de l'état d'occlusion.

D'autres organes végétaux à trames phyllotaxiques denses, actuels ou fossiles, se prêteront aussi, sans doute fructueusement, à des études d'aires parastiques continues ou discontinues.

La trame phyllotaxique des écussons jointifs des cônes de *Pinus* se présente, sans qu'il y ait contradiction avec sa riche variation, en accord parfait avec la théorie classique de la spirale génératrice de BRAUN. Toutes les aires parastiques continues ou discontinues sont la conséquence directe de l'allongement variable de l'axe conique du cône d'une part, de la régularité et de la faible variation en longueur comme en largeur des écailles fertiles d'autre part. Le résultat est la déroutante régularité d'apparence des écussons qui sont pourtant presque tous, dans une même trame, différents les uns des autres.

La théorie des hélices foliaires multiples de PLANTEFOL (1945) ne paraît pas pouvoir éclairer ce cas complexe de variation continue de trame, même avec l'hypothèse de disparition et d'apparition d'hélices. Quant aux explications mathématiques de la théorie classique, elles doivent à présent céder la place à des observations morphologiques plus fines que précédemment.

#### BIBLIOGRAPHIE

- BRAUN, A., 1831. — Vergleichende untersuchung über die Ordnung des Schuppen an den Tannenzapfen... (Examen comparatif de la disposition des écailles sur les cônes de Pins, pour servir à l'introduction à la disposition des feuilles en général), *Nova Acta phys.-medic. Acad. Leopold. natur. curios. Bonn.* 15 : 195-402, tab. 17-50.
- BRAVAIS, L. & A., 1837. — Essai sur la disposition des feuilles curvisériées, *Ann. Sciences Nat.*, ser. 2, 7 : 42-110, tab. 2-3.
- BRAVAIS, L. & A., 1839. — Essai sur la disposition des feuilles rectisériées, Congrès Scient. de France, 6<sup>e</sup> session (1839?) : 1-53, tab. 1 et 2 (11), sans date, *Ann. Sciences Nat.*, ser. 2, 12 : 5-41, 65-77.
- CALLEN, G., 1977. — *Les Conifères cultivés en Europe*, 2 : 433-903.
- CARRIÈRE, E.-A., 1867. — *Traité général des Conifères*, ed. 2, Paris : 1-910.
- GORDON, G., 1858. — *The Pinetum*, London : 1-353.

- HALLÉ, N., 1979. — Sur une nouvelle méthode descriptive du réseau phyllotaxique des écussons du cône chez *Pinus* L. et son intérêt taxonomique, *C. R. Acad. Sc. Paris* 288 (1) : 59-62.
- LOUDON, J. C., 1838. — *Arboretum et fruticetum*, 4 : 2152-2292, fig. 2043-2211 (gen. *Pinus*).
- MARTINS, Ch., 1833. — Bulletin bibliographique (extrait et analyse du travail de A. Braun, 1830), *Archives de Bot.* 1 : 317-337, tab. 8.
- MARTINS, Ch. & BRAVAIS, A., 1837. — Résumé des travaux de MM. Schimper et Braun sur la disposition spirale des organes appendiculaires, *Ann. Sciences Nat.*, ser. 2, 8 : 161-183.
- PLANTEFOL, L., 1945. — La phyllotaxie dans le genre *Lilium*; théorie des hélices foliaires multiples, *Comptes Rendus Acad. Sciences, Paris* 221 : 422-424, 1 fig. (paru en 1946).
- SCHIMPER, C. F., 1830. — Beschreibung des *Symphytum zeyheri* ..., *Geiger's Mag. Pharm.* 28 : 2.
- SHAW, G. RUSSEL, 1914. — *The genus Pinus*, publ. of the *Arnold Arbor.* n° 5 : 1-96, 39 tab., Cambridge, Mass.